



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**INFLUÊNCIA DO SINAL FILOGENÉTICO SOBRE ESTRUTURA FUNCIONAL DE
ASSEMBLEIAS ECOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL**

ERIVELTON ROSÁRIO DO NASCIMENTO

SÃO CRISTÓVÃO
SERGIPE-BRASIL, 2018

ERIVELTON ROSÁRIO DO NASCIMENTO

**INFLUÊNCIA DO SINAL FILOGENÉTICO SOBRE ESTRUTURA FUNCIONAL DE
ASSEMBLEIAS ECOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Sidney Feitosa Gouveia

SÃO CRISTÓVÃO

SERGIPE-BRASIL, 2018

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE

N244i

Nascimento, Erivelton Rosário do

Influência do sinal filogenético sobre estrutura funcional de assembleias ecológicas : uma abordagem computacional / Erivelton Rosário do Nascimento ; orientador Sidney Feitosa Gouveia. – São Cristóvão, 2018.
37 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia e Conservação)–
Universidade Federal de Sergipe, 2018.

1. Ecologia - Comunidades. 2. Meio ambiente - Filtro. 3. Macroecologia. 4. Filogenia - Métodos comparativos. I. Gouveia, Sidney Feitosa, orient. II. Título

CDU: 574

TERMO DE APROVAÇÃO

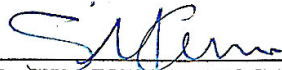
INFLUÊNCIA DO SINAL FILOGENÉTICO SOBRE ESTRUTURA FUNCIONAL DE ASSEMBLÉIAS ECOLÓGICAS: UMA ABORDAGEM COMPUTACIONAL

por

ERIVELTON ROSÁRIO DO NASCIMENTO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

APROVADA pela banca examinadora composta por



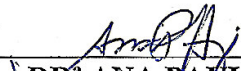
DR. SIDNEY FEITOSA GOUVEIA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe



DR. JOSÉ ALEXANDRE FELIZOLA DINIZ FILHO

Universidade Federal de Goiás



DR^a ANA PAULA ALBANO ARAÚJO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da
Universidade Federal de Sergipe

São Cristóvão/SE, 20 de julho de 2018

Dedico à uma grande mulher, minha avó Alaide.

AGRADECIMENTOS

Bom, mais uma vez um bom caminho percorrido até aqui. E quero agradecer à Universidade Federal de Sergipe e o Programa de Ecologia e Conservação (PPEC) pela oportunidade de desenvolver pesquisa.

À CAPES pela bolsa fornecida.

Ao orientador Dr. Sidney Feitosa Gouveia por todo conhecimento transmitido, confiança, dedicação e profissionalismo durante esses mais de dois anos.

Aos professores do PPEC por toda contribuição ao longo do mestrado.

À Juliana Cordeiro por ser a pessoa mais empenhada e competente possível, além de segurar varias “barras” e estar sempre que possível a disposição.

Aos membros da banca por aceitar o convite e pelas contribuições na melhoria do trabalho.

Ao Davi Mello, Pablo Martinez e Anderson Aires pela contribuição durante o desenvolvimento do trabalho.

A todos os amigos do PIBiLab e do Laboratório de Biologia da Conservação pelos anos de convivência que proporcionaram diversos momentos importantes para a formação, inclusive os de descontração.

Ao maior time de basquete do Norte-Nordeste (talvez não em tamanho, mas em espírito não tem igual) que além do companheirismo, acrescentou diversos valores e me ajudou bastante nas horas difíceis.

Aos meus amigos de turma, por compartilharmos ótimos momentos. Aos meus amigos inigualáveis Kelvin, Lucas, Wendson, Douglas, Vinícius, Tayse, Monalisa, Andreza, Katarina, Letícia, Célia e Marco, os quais sempre terão meu valor em qualquer situação da vida. À Carol pela trilha sonora dos momentos de escrita.

À minha família, meus pais Augusto e Elenilza, meus irmãos Everton e Evany. Sem esse apoio seria muito mais difícil. Obrigado por tornar mais fácil.

Obrigado!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	vi
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	ix
RESUMO.....	x
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO.....	12
2. OBJETIVOS.....	16
Objetivos específicos	17
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
Sinal filogenético do traço funcional.....	18
Padrões de ocupação de espécies.....	19
Processo de montagem de assembleias.....	20
Métricas de estrutura de comunidades.....	22
Análises estatísticas	23
4. RESULTADOS	24
5. DISCUSSÃO.....	26
6. CONCLUSÃO.....	29
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30
8. APÊNDICE	35

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Esquema dos três parâmetros incorporados para os conjuntos de simulações gerados. Na esquerda, exemplos dos níveis de sinal filogenético de um traço funcional hipotético. Ao centro curvas dos padrões de ocupação de espécies, aplicados apenas para as simulações envolvendo processos de montagem estocásticos, e a direita exemplos da seleção de espécies por cada processo avaliado (filtro ambiental, estocasticidade e similaridade limitante, cujo os quadrados representam as espécies selecionadas e suas posições no dendrograma e o tamanho representa o valor da característica funcional.....21

Figura 2- Exemplo de distribuição de frequências dos padrões de estrutura para cada filogenia testada pela métrica NTI sob as três regras de montagem + sinal filogenético conservado e padrão de ocorrência (para regra de montagem estocástica) log-normal positivo. A identificação do padrão é feita pela observação dos valores de p. Valores < que 0.05 indicam assembleias em agrupamento funcional (esquerda), valores > 0.95 indicam assembleias em dispersão funcional (direita) e valores intermediários, indicam assembleias com padrão estocástico.....24

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Aspectos combinados para simular a estrutura funcional de assembleias ecológicas.	18
Tabela 2- Frequência de observação dos padrões da estrutura funcional sob processo de montagem estocástico para todas as assembleias simuladas.	25
Tabela 3- Frequência de observação dos padrões da estrutura funcional sob processo de montagem determinísticos (Fil.Amb. = Filtro ambiental e Sim.Lim. = Similaridade limitante) para todas as assembleias simuladas.	26

RESUMO

Entender os mecanismos históricos-evolutivos que governam os padrões de coexistência em nível de espécies pode oferecer maior compreensão acerca da biodiversidade e ajudar a esclarecer questões centrais em ecologia sobre a diversidade, composição e distribuição das espécies. Entretanto, entender os padrões de coexistência de espécies sem considerar o efeito dos padrões evolutivos dos fenótipos dessas espécies pode ser inapropriado, já que a montagem de assembleias ecológicas resulta da interação entre processos ecológicos e evolutivos ao longo do tempo. Diante disso, buscamos investigar, através de simulações computacionais, como o modo evolutivo das características das espécies pode afetar a estrutura funcional de assembleias ecológicas. Especificamente, investigamos o efeito do sinal filogenético do atributo funcional no clado sobre o padrão de estrutura funcional de assembleias ecológicas em diferentes regras de montagem de assembleias (filtragem ambiental, similaridade limitante e estocasticidade). Além disso, avaliamos a performance estatística, através das taxas de erro do tipo I e II, das métricas de estrutura de assembleias NRI e NTI. Para isso foram simuladas 300 mil assembleias em três níveis de sinal filogenético (conservado, neutro e lábil), três padrões de ocupação de espécies e sobre três processos de montagem de assembleias diferentes. Esperamos que clados com traço filogeneticamente conservado determina assembleias de espécies com maior tendência a exibir padrões de agrupamento funcional, clados com traço filogeneticamente lábil resulta em assembleias com maior tendência a exibir um padrão de dispersão funcional. Por fim, clados com traço com evolução neutra – ou seja, em que a característica evolui segundo o movimento Browniano - determina assembleias guiadas apenas pelas regras de assembleia (competição e filtro ambiental). Nossos resultados demonstraram que a forma como traço evolui não afeta a capacidade das métricas NRI e NTI em identificar de forma satisfatória os processos estocásticos na formação de assembleias. De forma qual, o NTI foi mais eficiente do que o NRI na identificação dos processos (filtros bióticos ou abióticos) envolvidos na formação das assembleias. No entanto, dependendo do nível do sinal filogenético pode haver maior tendência dessas métricas apresentarem erro do tipo II. Assim, sugerimos que essas métricas de estrutura de comunidades devam ser utilizadas de forma mais indiscriminada quando o traço avaliado assumir evolução através de movimento browniano servindo como um pressuposto quando aplicadas a estrutura funcional.

Palavras-chave: ecologia de comunidades, filtro ambiental, macroecologia, métodos filogenéticos comparativos, similaridade limitante.

ABSTRACT

Understanding the historical-evolutionary mechanisms that govern coexistence patterns at the community level can provide a greater understanding of biodiversity and help clarify key ecology issues about species diversity, composition, and distribution. However, understanding the of species coexistence while ignoring the effect of evolutionary patterns of species' phenotypes on patterns may be inappropriate, since the assembly of ecological communities' results from the interaction between ecological and evolutionary processes over time. Therefore, we seek to investigate, through computational simulations, how the evolutionary mode of species characteristics can affect the functional structure of ecological assemblies. Specifically, we investigated the effect of the phylogenetic signal of the functional attribute in the clade on the pattern of functional structure of ecological assemblies under different assemblage assembly rules (environmental filtering, limiting similarity and stochasticity). In addition, we evaluated the statistical performance, through the type I and II error rates, of the NRI and NTI assembly structure metrics. For this, 300 thousand assemblies were simulated at three phylogenetic signal levels (conserved, neutral and labile), three patterns of species occupation and three different assemblage assemblies. We expect clades with phylogenetically conserved traits to determine assemblies of species most likely to exhibit functional clustering patterns, clades with phylogenetically labile trait results in assemblies with a greater tendency to exhibit a functional overdispersion pattern. Finally, clades with traits in neutral evolution - that is, in which the characteristic evolves according to the Brownian motion - determines assemblies guided only by rules of assembly (competition and environmental filter). Our results demonstrated that the way trait evolves does not affect the capacity of NRI and NTI metrics in satisfactorily identifying stochastic processes in assembly community. However, when deterministic assembly rules are imposed, the phylogenetic signal plays an important role in the statistical power of metrics. Therefore, they should be used only when the trait evaluated takes on neutral evolution, and that the evolution through Brownian motion should be taken as an assumption of these metrics when applied to the functional structure.

Key words: community ecology, comparative phylogenetic methods, environmental filter, limiting similarity, macroecology.

1. INTRODUÇÃO

Entender a existência da ampla variedade, distribuição e composição de espécies ao longo de gradientes ambientais é um dos questionamentos mais fundamentais da ecologia (Hutchinson, 1959). No entanto, toda essa diversidade é determinada por uma extensa quantidade e complexidade de fatores ecológicos(ex. clima, heterogeneidade do ambiente, interações ecológicas), além de fatores inerentes às espécies como sua capacidade de dispersão e a história evolutiva da sua linhagem (Ricklefs, 2007). Diante disso, compreender os processos de formação de assembleias ecológicas requer a abordagem de um grande volume de informações, tanto ambiental quanto evolutiva, das espécies envolvidas (Ricotta, 2005). Assembleias ecológicas são conjuntos de espécies de um mesmo grupo coexistindo espaço-temporalmente; que têm sua estrutura caracterizada por atributos como a riqueza, composição, e papéis ecológicos de espécies (Pausas e Verdú, 2010; Webb, 2000; Weiher e Keddy, 1995). Assim, entender os mecanismos históricos-evolutivos que governam os padrões de coexistência em nível de comunidades pode oferecer maior compreensão acerca da biodiversidade e ajudar a esclarecer parte da questão central sobre a diversidade, composição e distribuição das espécies (Díaz e Cabido, 2001; Webb, 2000).

Historicamente, a estrutura de assembleias ecológicas tem sido investigada em função dos padrões de riqueza, abundância e composição de espécies (Magurran, 2013). No entanto, esta perspectiva está muito mais interessada no padrões individuais das assembleias e, além disso, em escalas mais locais (Mouquet *et al.*, 2012). Quando a observação desses padrões é feita em escala macroecológica (i.e., em termos de metacomunidades), o estudo da estrutura de assembleias passa a focar nos processos regionais que determinam a composição de espécies das comunidades. As primeiras pesquisas interessadas nesta temática começam a surgir na primeira metade do século XX. Elton (1946) observou, através de uma relação espécie por gênero, que a composição faunística de assembleias da Grã-Bretanha é formada, em maior frequência, por gêneros com apenas uma espécie presente, enquanto a ocorrência de gêneros com múltiplas espécies coexistindo foi mais rara. Ele atribuiu o padrão observado como um efeito da alta força de competição entre espécies congêneres. A noção de competição entre congêneres se intensificou na ecologia de comunidades após o estudo seminal de MacArthur e Levins (1967), que apresenta um modelo de similaridade limitante, o qual descreve a força de competição através da disponibilidade de recurso e a largura de nicho das espécies. No entanto, Diamond (1975) estudando assembleias de aves em ilhas, introduziu a ideia de competição como um dos processos mais relevantes na formação de assembleias ecológicas. Pouco tempo

depois Connor e Simberloff (1979) mostraram, através de modelos nulos que processos estocásticos também podem guiar a coexistência de espécies quando a composição das assembleias não difere do esperado pelo acaso.

Adicionalmente, os filtros ambientais representam um importante processo que atua restringindo o estabelecimento de espécies àquelas que apresentam traços e tolerâncias capazes de persistir sob determinado conjunto de pressões abióticas (Keddy, 1992). Diversos estudos têm observado atuação de filtros modulando a co-ocorrência de espécies, por exemplo, a germinação e sucessão ecológica em áreas alagadas (Valk, 1981) ou o estabelecimento de planta em regiões sob regimes constantes de fogo (Noble e Slatyer, 1980). Atualmente este processo continua sendo considerado um importante agente da estruturação de diversas assembleias. O clima, por exemplo, é considerado um dos principais preditores dos padrões de coexistência. Kamilar *et al.* (2015) observaram que a estrutura de assembleias de mamíferos no continente africano é predita, principalmente, pela sazonalidade da temperatura e pela precipitação anual. Além disso, fatores ambientais relacionados às restrições fisiológicas das espécies como aridez e altitude são considerados bons preditores de assembleias de aves (Graham *et al.*, 2009; Nascimento *et al.*, 2018).

Apesar de atualmente estarem bastante relacionadas, parte da biologia evolutiva interessada nos padrões de coexistência de espécies se desenvolvia por caminhos diferentes da ecologia de comunidades. Enquanto a biologia evolutiva estava mais interessada em processos macroevolutivos ligados a eventos climáticos e geológicos de larga-escala, a ecologia buscava entender processos em escalas temporais e espaciais menores (Mouquet *et al.*, 2012). No entanto, a base teórica oriunda da ecologia evolutiva serviu de grande suporte para a formulação de hipóteses que buscam explicar os mecanismos de formação de assembleias. Um exemplo disso é a própria similaridade limitante, que além de ser considerada um dos processos mais evidentes na formação de assembleias, é suportado pela ideia de que a força de competição entre duas espécies aumenta de acordo com a sua proximidade filogenética, fenômeno conhecido na biologia evolutiva como conservatismo filogenético de nicho (Ackerly, 2003; Wiens e Donoghue, 2004). Estas duas perspectivas somente se cruzaram de forma mais clara após a incorporação explícita de métodos filogenéticos, como fonte de informação evolutiva, para responder questões ecológicas (Pearse *et al.*, 2014). As questões e ideias levantadas a partir destes desenvolvimentos iniciais permitiram o desenvolvimento do quadro teórico que sustentam métodos mais atuais, chamados de “*community phylogenetics*” ou “*ecophylogenetics*”.

Recentemente, estudos tem incorporado novas abordagens para avaliar a estrutura de assembleias e assim elucidar os diferentes processos envolvidos (Bello, de *et al.*, 2017; Kraft *et al.*, 2010). Estes métodos descrevem a estrutura funcional e filogenética levando em consideração as semelhanças ecológicas (funcional) ou as relações de parentesco (filogenética) entre as espécies que compõem uma assembleia, e a partir disso são observados os padrões espaciais de coexistência (Bello, de *et al.*, 2012; Petchey e Gaston, 2006; Weiher e Keddy, 1995). A observação destes padrões de estrutura funcional/filogenética está associada a três tipos principais de regras de formação de assembleias, 1) filtro biótico – representado pelas pressões oriundas de interações ecológicas, principalmente a competição interespecífica, também conhecida como similaridade limitante e 2) filtro ambiental – representado pelas restrições ecológicas impostas pelo ambiente 3) processos estocásticos – representados por eventos estocásticos como a dispersão neutra e extinção estocástica (Emerson e Gillespie, 2008; MacArthur e Levins, 1967; Webb *et al.*, 2002).

Quando a competição interespecífica é um dos principais processos atuantes na formação de comunidades ecológicas, o resultado é a exclusão competitiva de táxons ecologicamente semelhantes ou próximos filogeneticamente, conseqüentemente, aumenta a coexistência de espécies dissimilares ecologicamente na mesma assembleia (Webb *et al.*, 2002). Assim, a observação de padrões de dispersão na estrutura de assembleias é indicativa da ação de interações competitivas entre as espécies moldando a estrutura daquelas assembleias. Em contrapartida, quando processos predominantemente abióticos – conhecidos como filtros ambientais – impõem restrições às espécies, são favorecidas aquelas com determinadas características que as permitem suportar tais condições específicas, o resultado é coexistência de táxons que compartilham determinados traços ecológicos similares ou próximos na filogenia. O padrão resultante são assembleias com padrão agrupado (Webb *et al.*, 2002). Esta distribuição agrupada de táxons semelhantes decorre do fato de que espécies mais próximas filogeneticamente devem possuir características semelhantes, e que, portanto, seriam capazes de tolerar aquelas condições, ou seja, efeito resultante do conservatismo filogenético de nicho (Wiens e Donoghue, 2004). Por fim, quando a formação de assembleias é determinada por processos estocásticos, ou quando os efeitos de interações competitivas e filtros ambientais se anulam, a estrutura da assembleia irá assumir um padrão aleatório (Emerson e Gillespie, 2008; Webb *et al.*, 2002).

O conservatismo de nicho têm sido o principal pressuposto para que diversos estudos utilizem a informação filogenética como um substituto da funcionalidade ecológica no

entendimento dos processos de formação de assembleias (Best e Stachowicz, 2014; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Webb, 2000). Ou seja, as espécies podem conservar traços funcionais ao longo do tempo evolutivo, portanto o caráter ecológico estaria implícito nas relações filogenéticas, suportando o uso do parentesco filogenético entre espécies para inferir processos ecológicos estruturando assembleias (Losos, 2008). No entanto, o uso de informação relacionada a evolução das espécies como substituto de informações ecológicas tem gerado discussões devido à baixa congruência encontrada entre as abordagens filogenética e funcional (Bello, *et al.*, 2017; Gerhold *et al.*, 2015). A ideia não é descartar uma destas abordagens, mas sim utilizar ambas para complementar o entendimento real dos processos que guiam a formação de assembleias, uma vez que a própria evolução deve ser crucial para explicação de dinâmicas ecológicas (Gerhold *et al.*, 2015; Weber *et al.*, 2017).

O sinal filogenético, premissa essencial para a existência do conservatismo filogenético, pode ser definido como um relação significativa entre similaridade ecológica e parentesco filogenético (Losos, 2008). Apesar das hipóteses mais estudadas para os padrões de coexistência de espécies (filtro ambiental e similaridade limitante) se sustentar sob a presença do sinal filogenético, empiricamente as interpretações são feitas sem considerá-lo explicitamente. Alguns estudos tem demonstrado que o sinal filogenético pode variar de acordo com a escala taxonômica e os tipos de traços estudado, além de ser ausente em alguns grupos (Böhning-Gaese e Oberrath, 1999; Losos, 2008). Desta forma, interpretar padrões de estrutura de assembleias pode ser problemático sem avaliar a distribuição filogenética de traços ecológicos (Losos, 2008). Atualmente, existem diversos parâmetros descritos capazes de descrever a forma como uma característica evolui ao longo do tempo. O sigma (σ), por exemplo, descreve a taxa em que valores de características de espécies filogeneticamente relacionadas divergem uma da outra, levando em consideração a disparidade dentro da própria filogenia. Com relação ao modo evolutivo, este pode ser descrito, por exemplo pelos parâmetros alfa (α) do modelo Ornstein-Uhlenbeck (O-U), que é um modelo de evolução onde a variação fenotípica é restringida por uma força evolutiva (α) a um valor ótimo (Hansen, 1997). Dentre estes, o K de Blomberg, descreve a atuação de pressões seletivas e da história de vida sobre a evolução fenotípica das espécies (Blomberg, Garland Jr e Ives, 2003). Estudos sobre a estruturação funcional de assembleias têm ignorado o efeito da taxa e modo evolutivo de traços funcionais para avaliar os padrões de coexistência de espécies. Isto pode ser inapropriado, tendo em vista que um dos principais mecanismos modeladores de assembleias, a similaridade limitante, pode ser afetada pela forma com que um traço evolui ao longo de uma escala temporal, através da

relação entre semelhança ecológica e parentesco filogenético podendo acirrar ou relaxar a competição entre espécies próximas (Thompson, 1998; Urban *et al.*, 2008).

Outro aspecto que pode interagir com a estrutura de assembleias é área de distribuição da espécie (Gaston e Blackburn, 2008). Este aspecto está intimamente ligado a extensão de ocupação, e incorpora uma ideia de capacidade de dispersão, resultando na probabilidade inerente ao táxon em ocupar as comunidades. Vários grupos taxonômicos apresentam distribuições de frequência de tamanho de distribuição geográfica assimétricas, ou seja, com muitas espécies com distribuição restrita e poucas de ampla distribuição (Brown, Stevens e Kaufman, 1996; Gaston, 1994; Gaston e He, 2002; Pagel, May e Collie, 1991). No entanto, a observação destes padrões pode variar com as características do ambiente. Por exemplo, é possível observar maior número de espécies ocorrendo em muitas assembleias do que espécies restritas como consequência da redução da heterogeneidade ambiental (Gaston e Blackburn, 2008). A partir destas observações, o processo de formação de assembleias não estaria unicamente ligado a regras de assembleias, mas atuando simultaneamente com mecanismos históricos-evolutivos moldando a composição e coexistências de táxons.

Partindo da premissa que filtros ambientais tendem a produzir agrupamentos e filtros bióticos geram dispersão funcional, buscamos investigar, através de simulações computacionais, como o sinal filogenético das características pode interagir com os processos de montagem influenciando na eficiência de métricas em detectar os padrões de estrutura de assembleias. Especificamente, esperamos que quanto mais conservado for o sinal filogenético, maiores serão as chances das métricas detectarem o filtro ambiental (maior frequência de assembleias com agrupamento funcional). Por outro lado, à medida em que o sinal se torna mais lábil aumentam as chances das métricas detectarem o filtro biótico (maior frequência de assembleias com dispersão funcional). Considerando isso, o nível de sinal filogenético pode obscurecer a força dos filtros resultando em maior frequência de erros das métricas na detecção dos padrões de estrutura funcional

2. OBJETIVOS

Neste estudo, analisamos (i) como as frequências de ocorrência de padrões de coexistência de espécies em assembleias ecológicas hipotéticas, geradas a partir de simulações computacionais, são afetadas por diferentes níveis de sinal filogenético de atributos funcionais e (ii) como métricas de estrutura de assembleias respondem a esses padrões de evolução fenotípica de traços funcionais.

Objetivos específicos

1. Investigar o efeito do sinal filogenético do atributo funcional no clado sobre o padrão de estrutura funcional de assembleias ecológicas quando a regra de montagem é puramente estocástica;
2. Investigar o efeito do sinal filogenético do atributo funcional no clado sobre o padrão de estrutura funcional de assembleias ecológicas quando a regra de montagem é determinística (filtro ambiental ou similaridade limitante);
3. Testar a performance estatística, através das taxas de erro do tipo I e II, de métricas de estrutura de assembleias em identificar os mecanismos atuantes no processo de montagem da biota local.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Neste estudo utilizamos uma abordagem exclusivamente computacional, a qual através de simulações a evolução de uma característica, o processo e montagem de assembleias ecológicas. Desta forma avaliamos de forma controlada a eficiência de métricas de estrutura funcional sob diversos cenários. A partir destes experimentos será possível entender melhor o funcionamento destas medidas e, então, fazer extrapolações com dados empíricos.

Inicialmente, geramos 100 árvores filogenéticas, de forma aleatória, contendo 1000 espécies em cada uma delas. Esse número total de espécie é referente ao *pool* regional, no qual o atributo hipotético evolui e do qual as assembleias locais foram geradas. O número de espécies para compor o pool foi baseado nas estimativas de riqueza de grupos biológicos mais diversificados observados em macroescalas. Por exemplo, Sobral e Cianciaruso (2016) obtiveram um pool de ~850 aves no cerrado, Feng *et al.* (2015) contabilizaram ~1700 angiospermas no leste asiático. Como frequentemente adotado por outros autores (ver Kembel, 2009; Kraft *et al.*, 2007; Mazel *et al.*, 2016), as filogenias foram ultramétricas, ou seja, elas assumem que as espécies evoluem de um ancestral comum na mesma taxa. Além disso, árvores foram construídas a partir de métodos de coalescência através do agrupamento aleatório de espécies (Garamszegi *et al.*, 2014).

Para investigar como a estrutura funcional pode ser afetada pelo sinal filogenético de um traço, foram executados conjuntos de simulações computacionais, combinando os parâmetros: sinal filogenético, o padrão de ocorrência e os processos de montagem de

assembleais, conforme detalhado na Tabela 1. Ao total foram simuladas e avaliadas 300 mil assembleias ecológicas.

Tabela 1 – Aspectos combinados para simular a estrutura funcional de assembleias ecológicas.

Sinal filogenético	Padrão de ocupação	Processo de montagem
Conservado	Log-normal positiva	Filtro ambiental
Neutro	Normal	Estocástico
Lábil	Log-normal negativa	Similaridade limitante

Sinal filogenético do traço funcional

Para simular a evolução traço hipotético evolui em determinada filogenia, foi utilizado como parâmetro a força do sinal filogenético, definido como a tendência que espécies próximas filogeneticamente apresentarem mais semelhanças do que quando comparadas com espécies distantes na filogenia (Münkemüller *et al.*, 2012). Este parâmetro é representado pelo *K* de Blomberg (Blomberg, Garland Jr e Ives, 2003). Embora este parâmetro também descreva sinal filogenético, ele o faz através da relação entre os comprimentos de ramo terminais e basais da filogenia. Portanto, ele não assume ótimo adaptativo nem uma força de restrição específica. Para este estudo, optamos por usar o parâmetro *K* pela capacidade de simular traços num gradiente que varia de altamente conservados à altamente lábeis.

Valores de *K* maiores que 1 indicam traços com sinal filogenético mais forte do que esperado pelo acaso (interpretado como sinal filogenético muito alto), enquanto valores de *K* menores que 1 indicam traços com baixo sinal filogenético (interpretado como baixo conservatismo). A medida que os valores de *K* se aproximam de 1, a distribuição dos valores do traço se assemelha a um modelo de evolução Browniano (Figura 1), o qual também descreve conservatismo filogenético. Embora bem difundido, existem alguns problemas com o uso do *K* de Blomberg para inferir sinal filogenético. O primeiro está na própria distribuição de frequência que, mesmo em escala log, a métrica *K* apresenta um viés pra menores valores (Diniz-Filho *et al.*, 2012). Outra crítica é que, por calcular o sinal através da relação entre variância de ramos profundos e mais terminais na filogenia, a forma da árvore pode afetar a quantificação do sinal filogenético (Diniz-Filho *et al.*, 2012). Uma vez que, em casos de grandes amostragens, a alta riqueza espécies no pool pode minimizar o efeito da forma da filogenia (Blomberg, Garland Jr e Ives, 2003). Nestes casos, o *K* possui alta correlação com o PVR

(*Phylogenetic eigenVector Regression*), sendo considerado um bom estimador de sinal filogenético (Diniz-Filho *et al.*, 2012).

Diversos autores têm utilizado o K em estudos macroevolutivos. Por exemplo, Revell *et al.*, (2008) observaram que processos evolutivos como taxas de deriva genética podem mostrar altos valores de sinal filogenético ($K \cong 3$). Por outro lado, Kamilar e Cooper (2013) mostraram baixo sinal filogenético em traços comportamentais de primatas ($K = 0,06$). A simulação dos diferentes graus de sinal filogenético foi feita em ambiente R (Apêndice A1), baseando-se na metodologia descrita por Goberna e Verdú (2016). Desta forma, definimos o valor de K dentro do intervalo de 0 a 0,2 para gerar traços com baixo sinal filogenético, com intervalo entre 0,95 e 1,05 para traços neutros e, por fim, com intervalo entre 3 e 5 para traços com sinal filogenético alto.

Padrões de ocupação de espécies

Exclusivamente para a regra de montagem de assembleia baseadas em processos neutros, adicionamos o aspecto de padrões de ocupação das espécies nas assembleias. Este aspecto não foi incorporado nas simulações onde aplicamos um processo de montagem específico, seguindo a ideia de que as espécies já entraram no pool regional através de um dos processos impostos, portanto elas teriam a mesma chance de ocorrer nas comunidades locais. Dessa forma, os filtros bióticos e abióticos, atuando diretamente no traço funcional, seriam as forças predominantes na formação da composição local.

Utilizamos três padrões de ocupação de espécies, cuja principal diferença está na frequência das classes de tamanho da distribuição dos organismos no espaço geográfico (Figura 1). O padrão de ocupação mais comum descreve maior frequência de espécies com tamanho de área de distribuição restrita, semelhante a uma curva log-normal positiva, comumente observado em grandes escalas espaciais. O segundo padrão sugere altas frequências de espécies com tamanhos de área de distribuição próximos da média, seguindo uma curva de distribuição normal, que poderia ser esperado em escalas espaciais intermediárias (i.e., regionais). Por fim, no último tipo de ocupação, a frequência da área de distribuição das espécies tende a ser mais enviesada para classe de tamanho maior, em que a maioria das espécies têm ampla distribuição e podem ocorrer em qualquer das assembleias locais. Este padrão, descrito por uma curva log-normal negativa, seria esperado para escalas espaciais locais, (Gaston e Blackburn, 2008). Para esta etapa, geramos os padrões de ocupação das espécies simuladas baseando-se na curva de

distribuição de *Weibull*. Esta curva é descrita como um bom modelo dos padrões de destruição de diversas espécies (Gaston e He, 2002). Além disso, ela é simples e com parâmetros fáceis de serem estimados, dados pela função:

$$f(x) = (a/b)(x/b)^{a-1} \exp(-(x/b)^a)$$

onde a é descrito como a forma, enquanto b reflete o parâmetro de escala da curva de distribuição. Nesta etapa do estudo, utilizamos $a=0,5$ e $b=1$ para padrões de ocupação em macroescala, $a=0,85$ e $b=5$ para mesoescala, por fim, $a=1$ e $b=5$ para padrões em microescala.

Processo de montagem de assembleias

Para a avaliação da estrutura funcional, inicialmente foi necessário montar as assembleias locais partindo do pool de espécies. Para simular assembleias formadas por processos aleatórios (Figura 1), foram feitas 100 amostragens aleatórias, de 100 espécies em cada uma das 100 árvores filogenéticas construídas previamente, em que cada amostragem corresponde a uma assembleia ecológica.

Em um processo de filtragem ambiental, as espécies que compõem uma assembleia são aquelas com uma característica ótima para um determinado conjunto de condições. Isto quer dizer que as espécies que conseguem se estabelecer na assembleia possuem traços funcionais semelhantes (Figura 1). Para representar essa dinâmica, foram selecionadas espécies com os valores de traço mais semelhantes. Para isso, em cada assembleia, uma espécie foi selecionada aleatoriamente. Em seguida, amostramos 149 espécies com valores do traço mais próximos da espécie inicial, totalizando 150 espécies em cada amostragem. Com a finalidade de aumentar a variação entre as assembleias, executamos uma nova seleção, de 100 espécies e desta vez aleatória, dentro da amostragem realizada na etapa anterior. Executamos este passo 100 vezes, totalizando 100 assembleias de 100 espécies para cada filogenia.

Por fim, para simular os efeitos da similaridade limitante, foram selecionadas espécies com traços distintos (Figura 1). Neste passo, a seleção incluiu uma espécie inicial, seguida de 99 espécies com a máxima equidistância entre elas. No entanto, aumentar a variabilidade entre estas assembleias, foi incorporada nova variação na posição da espécie selecionada, assumindo de forma aleatória, os valores de ± 1 ou ± 2 . Especificamente nesta simulação, utilizamos um *pool* de 1100 espécies, com o intuito de evitar repetição de espécies nas mesmas assembleias, a fim de capturar a máxima dispersão nos valores dos traços.

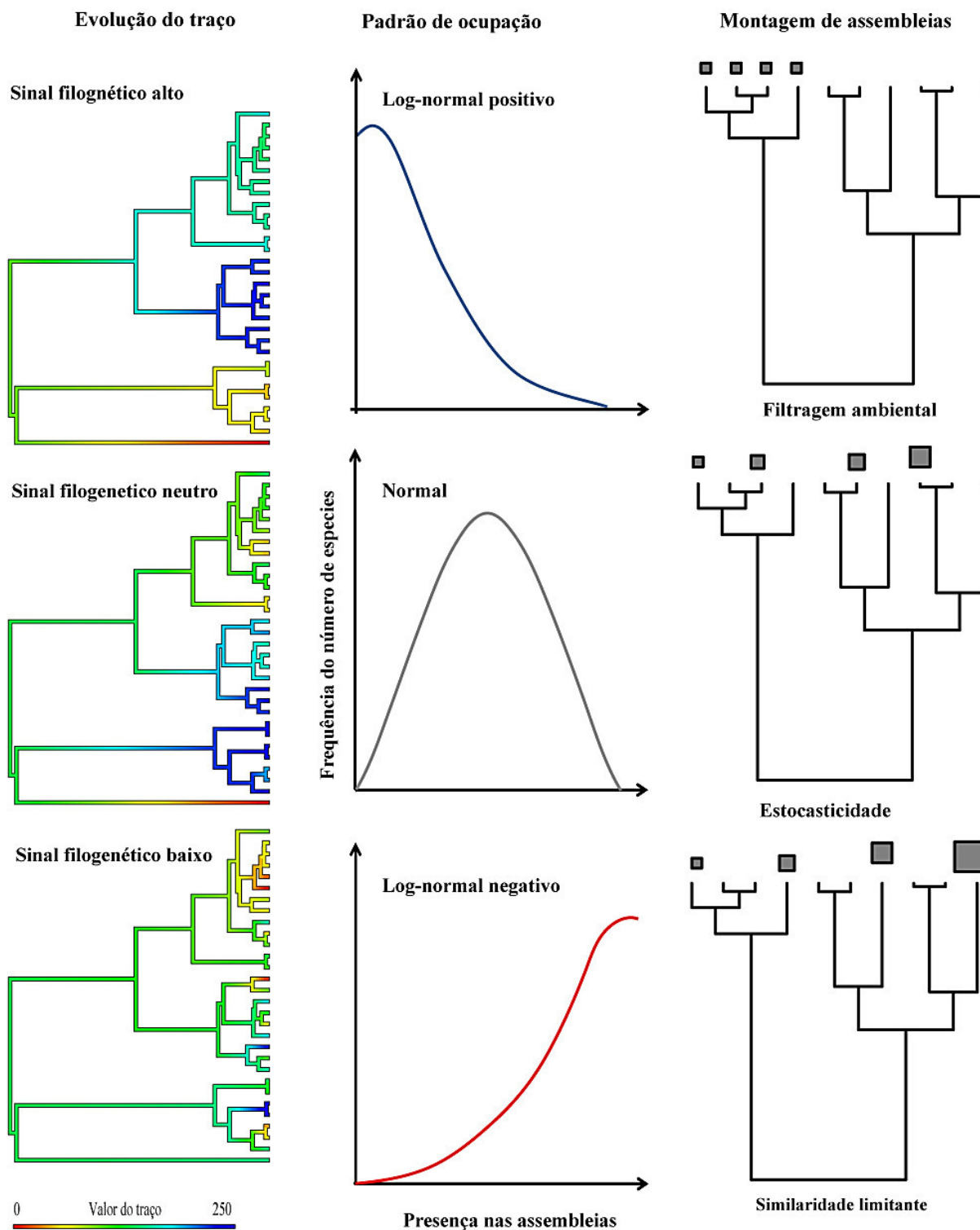


Figura 1- Esquema dos três parâmetros incorporados para os conjuntos de simulações gerados. Na esquerda, exemplos dos níveis de sinal filogenético de um traço funcional hipotético. Ao centro curvas dos padrões de ocupação de espécies, aplicados apenas para as simulações envolvendo processos de montagem estocásticos, e a direita exemplos da seleção de espécies por cada processo avaliado (filtro ambiental, estocasticidade e similaridade limitante, cujo os quadrados representam as espécies selecionadas e suas posições no dendrograma e o tamanho representa o valor da característica funcional.

Métricas de estrutura de comunidades

A estrutura funcional das assembleias foi determinada pelas métricas NRI (*Net Relatedness Index- índice de parentesco líquido*), o qual é uma medida padronizada do MPD (*Mean Pairwise Distance – distância média de parentesco*) e NTI (*Nearest Taxon Index – índice do vizinho mais próximo*), medida padronizada do MNTD (*Mean Nearest Taxon Distance - distância média do vizinho mais próximo*). O efeito padronizado destas métricas é estimado a partir de modelos nulos que randomizam as composições das comunidades locais (Gotelli, 2000; Webb, Ackerly e Kembel, 2008), conforme a seguinte fórmula:

$$M = -1 \frac{(X_{obs}) \pm X_{mn}}{dp.X_{mn}}$$

onde M é a métrica padronizada (NRI ou NTI), X é a métrica original (MPD ou MNTD) X_{obs} é o valor observado de estrutura da assembleia, X_{mn} é o valor de estrutura da assembleia gerado pelo modelo nulo e $dp.X_{mn}$ é o desvio padrão das aleatorizações do modelo nulo. As métricas de estrutura comparam os valores observados com a distribuição nula, testando assim a significância dos índices de estrutura encontrados. A interpretação é feita de forma similar para ambas as métricas. Valores negativos de NRI/NTI significam que as comunidades apresentam estrutura funcional dispersa, ou seja, as espécies que compõe determinada comunidade possuem maior distância ecológica do que o esperado pelo acaso. Esta disposição é presumida como resultante de exclusão competitiva atuando no processo de formação da comunidade. Por outro lado, valores de NRI/NTI positivos refletem comunidades que possuem estrutura funcional agrupada, ou seja, as espécies presentes nesta comunidade possuem uma semelhança ecológica maior do que esperado pelo acaso. Esse padrão sugere que condições ambientais (filtros) devem ter favorecido a ocorrência de espécies que compartilham características que favorecem o estabelecimento naquelas condições do ambiente. Quando os valores de NRI/NTI não são significativamente diferentes de zero, é interpretado que as comunidades são formadas por conjuntos aleatórios de espécies e, portanto, por processos estocásticos (Kembel *et al.*, 2010; Webb *et al.*, 2002).

As métricas de estrutura de assembleias foram calculadas para todas as filogenias geradas. Dessa forma, para cada nível de sinal filogenético do traço testado, sob diferentes processos de montagem/ padrão de ocupação, avaliamos a distribuição de frequência de ocorrências dos padrões de coexistência de espécies. De acordo com nossas hipóteses, quanto

menor o grau de sinal do traço encontraríamos uma maior frequência de assembleias com valores negativos, ou seja, assembleias compostas por espécies com características ecológicas menos semelhantes do que esperado pelo acaso (dispersão funcional). Todas as simulações e análises de dados foram processadas em ambiente R v 3.4.2 (R Core Team, 2017), utilizando os pacotes *picante* (Kembel *et al.*, 2010), *phytools* (Revell, 2012), *geiger* (Harmon *et al.*, 2008) e *cluster* (Maechler *et al.*, 2017).

Análises estatísticas

Para analisar as assembleias simuladas, foram executadas 999 aleatorizações baseadas no modelo nulo *independente swap* (Gotelli, 2000). Este algoritmo altera a composição das assembleias, mas mantendo a frequência de ocorrência das espécies e a riqueza das assembleias. A partir deste modelo nulo é possível identificar a influência de processos estocásticos ou determinísticos (filtro ambiental ou similaridade limitante) na formação de composição das assembleias ecológicas.

O poder de cada métrica em capturar os processos de formação das comunidades foi analisado através da frequência de ocorrência de assembleias estatisticamente diferentes do esperado pelo acaso (modelo nulo). Aqui definimos um nível de significância de 5% para cada cauda da distribuição, ou seja, valores de p menores que 0,05 indicam assembleias mais agrupadas do que esperado pelo modelo nulo, por outro lado, valores maiores que 0,95 indicam assembleias mais dispersas que esperado pelo acaso. Estes intervalos de confiança são comumente adotados por outros autores (e.g., Graham *et al.*, 2009; Kembel, 2009).

Além disso, através destas proporções, analisamos a capacidade de cada métrica prever o processo predominante em cada assembleia, considerando tanto o sinal filogenético do traço em questão quanto a probabilidade de ocorrência das espécies nas assembleias. Em outras palavras, avaliamos as probabilidades de erros do tipo I e erros do tipo II. Baseada nas distribuições do modelo nulo, nossa hipótese nula prevê que não existe diferença entre a estrutura observada e a gerada pelo acaso, através de aleatorizações. Dessa forma, definimos erro do tipo I como a tendência da métrica encontrar estrutura significativa (tanto para agrupamento quanto para dispersão) quando o processo simulado é puramente aleatório (estocástico). Já o erro do tipo II, é a tendência da métrica não encontrar padrão significativo ou detectar o padrão oposto quando as regras de montagem estão atuando, ou seja, quando

existe forte influência dos filtros ambientais ou similaridade limitante na estruturação funcional das assembleias.

4. RESULTADOS

Foram gerados 30 conjuntos de simulações e 300 mil assembleias, construídas sob três níveis de sinal filogenético, três processos de montagem de assembleias diferentes (filtros ambientais, similaridade limitante e estocasticidade) e distribuídas em três tipos de padrões de ocupação de espécies (Figura 2).

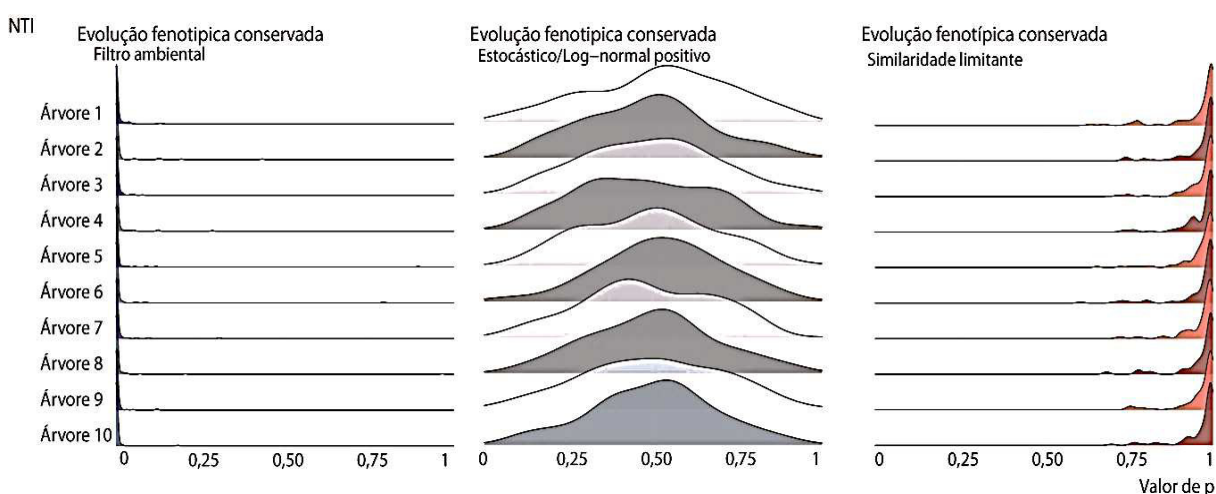


Figura 2- Exemplo de distribuição de frequências dos padrões de estrutura para cada filogenia testada pela métrica NTI sob as três regras de montagem + sinal filogenético conservado e padrão de ocorrência (para regra de montagem estocástica) log-normal positivo. A identificação do padrão é feita pela observação dos valores de p. Valores < 0.05 indicam assembleias em agrupamento funcional (esquerda), valores > 0.95 indicam assembleias em dispersão funcional (direita) e valores intermediários, indicam assembleias com padrão estocástico.

Quando simulamos assembleias na ausência de regras de montagem, i.e., ao acaso, em que a seleção das espécies foi guiada apenas pela capacidade de dispersão dos táxons (padrão de ocupação), nem o sinal filogenético da característica, nem o padrão de ocupação apresentam efeitos na frequência dos padrões de coexistência sob um processo de montagem estocástico (Tabela 2). Nossas expectativas tendiam para mais agrupamentos à medida em que o traço se tornasse mais conservado e o padrão de ocupação tendesse à microescala (curva log-normal negativa).

Além disso, quando analisamos o poder estatístico do NRI/NTI, observamos que as métricas descreveram adequadamente o processo de formação das assembleias, tendo em vista

que em quase todas o padrão aleatório foi predominante ou com níveis de erros aceitáveis (<0.05 ou 5.0%).

Tabela 2- Frequência de observação dos padrões da estrutura funcional sob processo de montagem estocástico para todas as assembleias simuladas.

Sinal filogenético	Padrão de ocupação	NRI (%)			NTI (%)		
		Agrupado	Aleatório	Dispersão	Agrupado	Aleatório	Dispersão
Conservado	Log-normal positivo	0	100	0	0.24	99.63	0.13
	Normal	0	100	0	0.24	99.66	0.1
	Log-normal negativo	0	100	0	0.28	99.60	0.12
Neutro	Log-normal positivo	0	100	0	0.17	99.65	0.18
	Normal	0	100	0	0.15	99.73	0.12
	Log-normal negativo	0	100	0	0.2	99.65	0.15
Lábil	Log-normal positivo	0	100	0	0.15	99.81	0.04
	Normal	0	100	0	0.28	99.66	0.06
	Log-normal negativo	0.01	99.9	0	0.17	99.77	0.06

Em contrapartida, quando simulamos assembleias sob algum regime de regra de montagem, verificamos que o sinal filogenético desempenha um papel importante sobre o padrão de estrutura e interfere na detecção do mesmo. Para processos de filtragem ambiental, assembleias compostas por espécies com traços filogeneticamente conservados apresentaram altas frequência de agrupamentos para ambas as métricas, de acordo com o previsto pela regra de assembleia imposta. No entanto, à medida em que o traço se torna mais lábil, a frequência destes agrupamentos reduz consideravelmente, aumentando as taxas de erro do tipo II (Tabela

3), ou seja, obscurecendo o processo ecológico imposto. Por outro lado, o processo de similaridade limitante mostrou desempenho diferente entre as métricas. O NRI, por exemplo, apresentou todas as assembleias com padrão aleatório, independentemente do sinal filogenético do traço. Desta forma, encontramos ausência de estrutura mesmo impondo um processo ecológico, portanto aumentando a taxa de erro tipo II em 100% das assembleias. Já, o NTI mostrou-se sensível aos processos de similaridade limitante. Assembleias com padrão de dispersão funcional foram mais frequentes quando o traço evolui de forma mais lábil. Entretanto, à medida em que traço se torna mais conservado, observamos uma redução na frequência de assembleias dispersas funcionalmente, e consequentemente, aumento nas taxas de erro do tipo II.

Tabela 3- Frequência de observação dos padrões da estrutura funcional sob processo de montagem determinísticos (Fil.Amb. = Filtro ambiental e Sim.Lim. = Similaridade limitante) para todas as assembleias simuladas.

Sinal filogenético	Processo ecológico	NRI (%)			NTI (%)		
		Agrupado	Aleatório	Dispersão	Agrupado	Aleatório	Dispersão
Conservado	Fil.Amb.	91.75	7.51	0.78	97.14	2.67	0.19
	Sim.Lim.	0	100	0	0	20.81	79.19
Neutro	Fil.Amb.	86.88	12.20	0.92	94.94	4.96	0.1
	Sim.Lim.	0	100	0	0	12.47	87.53
Lábil	Fil.Amb.	57.15	41.03	1.82	56.6	43.32	0.08
	Sim.Lim.	0	100	0	0	11	89

5. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que as métricas NRI e NTI conseguem identificar bem processos estocásticos na estruturação funcional de assembleias. Neste caso, as métricas obtiveram taxas de erro tipo I quase nulas em todos os conjuntos de simulações. Apesar de direcionadas à estrutura filogenética, estudos demonstraram que estas métricas têm um excelente desempenho quando a regra de montagem estimulava padrões aleatórios ou estocásticos (Kembel, 2009; Miller, Farine e Trisos, 2017). No entanto, NTI apresentou, mesmo que em níveis estatisticamente aceitáveis, menor robustez do que NRI dentro destas

circunstâncias (Miller, Farine e Trisos, 2017). O nível de sinal filogenético de um traço hipotético, assim como o padrão de ocupação das espécies nas assembleias, não alterou a eficiência das métricas (NRI e NTI) em detectar a estrutura funcional de assembleias sob processos de montagem estocásticos. Isto sugere que eventos evolutivos inerentes ao caráter possuem menor força do que eventos aleatórios como a dispersão neutra e capacidade de colonização. Além disso, a multiplicidade de processos atuando ao simultaneamente com intensidades semelhantes, podem resultar em padrões de coexistência aleatórios, ofuscando assim os efeitos da evolução nos traços ecológicos (Emerson e Gillespie, 2008).

Por outro lado, quando regras de montagem são impostas, as métricas apresentaram algumas diferenças nas performances de identificação dos padrões de estrutura funcional, dependendo do sinal filogenético dos traços. Para o filtro ambiental, as duas métricas descreveram muito bem os padrões, apesar do NTI ser relativamente superior. Em ambas as métricas o, o aumento do nível de conservatismo do traço resultou em maior performance na detecção do padrão. As taxas de erro do tipo II, ou seja, detectar padrões estocásticos quando o processo é determinístico, foram maiores para NRI do que para NTI, 8% e 3% respectivamente. Para traços com sinal filogenético mais lábil, o poder das duas métrica reduzem substancialmente (i.e., pela metade). Isto pode ser consequência da alta variância gerada neste nível de sinal filogenético resultando em maior distância funcional entre espécies aparentadas (Blomberg, Garland Jr e Ives, 2003). Similarmente, ao analisar algumas métricas de estrutura de comunidades, estudos observaram que o poder estatístico de todas as métricas testadas foi maior especialmente quando foram incluídos múltiplos traços e quando o conservatismo filogenético era mais forte (i.e., Movimento Browniano ou outros modelos com menor variação nos traços) (Kembel, 2009; Kraft *et al.*, 2007).

Em contrapartida, em simulações de um processo de montagem baseado em similaridade limitante, as diferenças entre NRI e NTI foram mais evidentes. Somente o NTI conseguiu identificar os padrões resultantes e, similarmente ao processo de filtro ambiental, quando o traço é mais conservado, esta métrica tende a não mostrar diferenças entre os padrões de coexistência observados e os gerados pelo modelo nulo, aumentando as taxas de erro tipo II em quase metade das assembleias. Ao contrário do que foi observado no filtro ambiental, neste caso, a baixa variância gerada neste nível de sinal filogenético resulta em menor distância funcional até mesmo entre espécies distantemente relacionadas. Por outro lado, mesmo sob a regra de montagem de similaridade limitante, o NRI, detectou padrão aleatório em todas as assembleias. Desta forma, esta métrica neste caso particular apresentou 100% de erro do tipo

II. Supostamente este resultado por ser um reflexo da forma como a regra de montagem foi simulada e como a métrica é calculada. Por exemplo, aqui criamos um cenário onde as pressões de competição produzem a máxima dispersão funcional possível entre os pares de espécies. Isto quer dizer que, em média, a distância funcional entre as espécies dentro das assembleias é uniforme, variando apenas a amplitude dos valores do traço de acordo com o sinal filogenético. Devido ao fato do NRI ser altamente influenciado pela estrutura mais profunda do dendrograma funcional, possivelmente ao calcular a estrutura através da média de todos os pares de espécies da assembleia, a diferença entre o padrão observado e o originado pelas aleatorizações seja diluído tornando-os estatisticamente iguais (Webb *et al.*, 2002). Este problema é minimizado no NTI, principalmente por utilizar em seu cálculo as distâncias de cada espécie para a outra ecologicamente mais próxima (Webb *et al.*, 2002).

Avaliando diferentes aspectos da filogenia, Mazel *et al.* (2016) analisaram eficiência dessas métricas através de dados simulados e empíricos. Dentre esses aspectos foram avaliados processos determinísticos (filtro ambiental e similaridade limitante) simples e complexos. Os processos simples são aqueles nos quais um processo predomina sobre outro. Quando o filtro ambiental é predominante sobre a competição, observou-se padrões de estrutura agrupados, no entanto, quando a competição predomina sobre filtro ambiental, observamos padrões de estrutura dispersos. Os processos complexos sugerem uma interação entre os dois tipos de força em escalas evolutivas diferentes. Por exemplo, filtro ambiental atuando em escalas evolutivas profundas e a competição em escalas mais finas e recentes podem gerar agrupamentos de dispersão. Enquanto o contrário pode gerar dispersão de agrupamentos (Mazel *et al.*, 2016). Ao analisar a performances do MPD (métrica da qual se deriva o NRI) e MNTD (usada para calcular o NTI), os autores observaram divergência na interpretação dos padrões pela métricas. Nos agrupamentos de dispersão, MPD sugeriu agrupamento filogenético, enquanto o MNTD apontou dispersão filogenética. Nas dispersões de agrupamentos, MPD sugeriu dispersão, enquanto o MNTD agrupamento. Estes resultados sugerem que, dependendo da forma com que os processos são impostos, as métricas podem indicar padrões de coexistência totalmente diferentes, equivalente à quando simulamos o NRI sob a similaridade limitante.

Um outro aspecto que pode afetar o poder e a interpretação das métricas é a escolha do modelo nulo. Em seu estudo Hardy (2008), sugere que a escolha do modelo nulo pode afetar diretamente as taxas de erro tipo I das métricas. Os mais apropriados foram aqueles que mantêm a maior parte da estrutura dos dados intacta, sem aleatorizar os valores de abundância das espécies por exemplo. Kembel (2009) destacou a performance do modelo *independente swap*

(Gotelli, 2000) o qual demonstrou boas taxa de erro tipo I quando combinados com NRI e NTI, além da capacidade incrementada em detectar filtragem ambiental quando comparado com outros modelos nulos. Curiosamente, o *independent swap* preserva grande parte da estrutura original dos dados (frequência de ocorrência de espécies e riqueza das assembleias). Miller *et al.*, (2017), analisaram um conjunto ainda maior de métricas e modelos nulos, 19 e 9 respectivamente, no qual o *independent swap* foi considerado um ótimo modelo, juntamente com o *regional* e o *3x* (Hardy, 2008). Apesar de ser amplamente utilizado, o *independent swap* apresenta algumas limitações, principalmente em detectar padrões relacionados à similaridade limitante. No entanto, modelos mais complexos têm sido desenvolvidos nos últimos anos. O DAMOCLES por exemplo, é construído baseado não somente em um sentido puramente estatístico, mas em processos ecológicos e evolutivos como as taxas de especiação, extinção e colonização. Avanços metodológicos neste sentido podem ajudar a compreender melhor os padrões de coexistência de espécies tornando nossas inferências mais realísticas e precisas (Pigot e Etienne, 2015).

6. CONCLUSÃO

Em síntese, o NRI e NTI não foram influenciados pelo sinal filogenético do traço funcional e nem pelos padrões de ocupação de espécies sob a regra de montagem estocástica. Semelhantemente ao que foi encontrado em outros estudos, as métricas foram consideradas muito boas em detectar assembleias com padrão de coexistência aleatório. Não apresentando problemas com erro do tipo I. No entanto, quando regras de montagem determinísticas são impostas, o sinal filogenético passa exercer papel importante no poder estático das métricas, concordando parcialmente com nossas hipóteses. Neste sentido, o NTI apresentou-se mais adequado, devido à sua capacidade de detectar de forma satisfatória os três tipos de padrões na estrutura funcional, enquanto ao NRI capturou mal processos de similaridade limitante. Apesar disso, os resultados observados neste estudo indicam que diversos padrões observados podem ser confundidos principalmente pelo modo como um traço evolui, principalmente quando a característica é conservada e existe forte atuação da competição ou quando a característica é mais lábil e sofre pressões de filtragem ambiental. Inseridas neste contexto, as métricas (principalmente o NRI) deveriam ser utilizadas apenas quando o traço avaliado assumir evolução neutra, sugerindo assim que a evolução através de movimento browniano seja adotada como um pressuposto dessas métricas quando aplicadas à estrutura funcional.

Durante os últimos 30 anos, diversas métricas foram desenvolvidas para descrever estrutura de comunidades, especialmente envolvendo as relações filogenéticas na dinâmica de coexistência de espécies. Desta forma avaliar a performance destas métricas é um ponto chave para incrementar o entendimento dos padrões de biodiversidade. Além disso, a integração da evolução e ecologia de comunidades tem sido um ponto de grande discussão nos últimos anos. Por um lado, pelo uso indiscriminado de filogenias como substituto da ecologia em estudos de formação de assembleias, e por outro o incentivo do uso das relações filogenéticas e ecológicas como fonte de informações complementares. Assim, entender como a evolução de uma característica funcional atua sob a própria estrutura de assembleias e como as principais métricas se comportam em cada cenário, é crucial para uma compreensão mais abrangente e eficiente dos processos e mecanismos que medeiam a coexistência de espécies.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACKERLY, D. D. Community Assembly , Niche Conservatism , and Adaptive Evolution in Changing Environments. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. May 2003, p. 164–184, 2003.
- BELLO, F. DE *et al.* Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. **Ecology**, v. 93, n. 10, p. 2263–2273, 2012.
- BELLO, F. DE; ŠMILAUER, P.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; CARMONA, C. P.; LOSOSOVÁ, Z.; HERBEN, T.; GÖTZENBERGER, L. Decoupling phylogenetic and functional diversity to reveal hidden signals in community assembly. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 10, p. 1200–1211, 2017.
- BEST, R. J.; STACHOWICZ, J. J. Phenotypic and phylogenetic evidence for the role of food and habitat in the assembly of communities of marine amphipods. **Ecology**, v. 95, n. 3, p. 775–786, 2014.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717–745, 2003.
- BÖHNING-GAESE, K.; OBERRATH, R. Phylogenetic effects on morphological, life-history, behavioural and ecological traits of birds. **Evolutionary Ecology Research**, v. 1, n. 3, p. 347–364, 1999.
- BROWN, J. H.; STEVENS, G. C.; KAUFMAN, D. M. The geographic range: size, shape, and internal structure. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 597–623, 1996.
- CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K. H.; FINE, P. V. A.; KEMBEL, S. W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693–715, 2009.
- CONNOR, E.; SIMBERLOFF, D. The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? **Ecology**, v. 60, n. 6, p. 1132–1140, 1979.
- DIAMOND, J. M. Ecology and Evolution of Communities. *In: Assembly of Species*

Communities. [s.l: s.n.]. p. 342–344.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, 2001.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; SANTOS, T.; RANGEL, T. F.; BINI, L. M. A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, n. 3, p. 673–679, 2012.

ELTON, C. Competition and the Structure of Ecological Communities. **Journal of Animal Ecology**, v. 15, 1946.

EMERSON, B. C.; GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 11, p. 619–630, 2008.

FENG, G. *et al.* Assembly of forest communities across East Asia - Insights from phylogenetic community structure and species pool scaling. **Scientific Reports**, v. 5, 2015.

GARAMSZEGI, L.; PARADIS, E.; SYMONDS, M. R. E.; BLOMBERG, S. P.; MUNDY, R. **Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology.** [s.l: s.n.].

GASTON, K. J. **Rarity.** Springer ed. Dordrecht.: [s.n.].

GASTON, K. J.; BLACKBURN, T. M. **Pattern and process in macroecology.** [s.l.] John Wiley & Sons, 2008.

GASTON, K. J.; HE, F. The distribution of species range size: a stochastic process. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 269, n. 1495, p. 1079–1086, 2002.

GERHOLD, P.; CAHILL, J. F.; WINTER, M.; BARTISH, I. V.; PRINZING, A. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600–614, 2015.

GOBERNA, M.; VERDÚ, M. Predicting microbial traits with phylogenies. **ISME Journal**, v. 10, p. 959–967, 2016.

GOTELLI, N. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, v. 81, n. 9, p. 2606–2621, 2000.

GRAHAM, C. H.; PARRA, J. L.; RAHBEEK, C.; MCGUIRE, J. A. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. Supplement 2, p. 19673–19678, 2009.

HANSEN, T. F. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1341–1351, 1997.

HARDY, O. J. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: Statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. **Journal of Ecology**, v. 96, n. 5, p. 914–926, 2008.

HARMON, L. J.; WEIR, J. T.; BROCK, C. D.; GLOR, R. E.; CHALLENGER, W. GEIGER: Investigating evolutionary radiations. **Bioinformatics**, v. 24, n. 1, p. 129–131, 2008.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145–159, 1959.

- KAMILAR, J. M.; BEAUDROT, L.; REED, K. E. Climate and species richness predict the phylogenetic structure of African mammal communities. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, p. 1–16, 2015.
- KAMILAR, J. M.; COOPER, N. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. **Philosophical transactions of the Royal Society of London B: Biological sciences**, v. 368, p. 20120341, 2013.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 1, p. 157–164, 1992.
- KEMBEL, S. W. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: Assessing the performance of community phylogenetic structure tests. **Ecology Letters**, v. 12, n. 9, p. 949–960, 2009.
- KEMBEL, S. W.; COWAN, P. D.; HELMUS, M. R.; CORNWELL, W. K.; MORLON, H.; ACKERLY, D. D.; BLOMBERG, S. P.; WEBB, C. O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463–1464, 2010.
- KRAFT, N. J. B.; ACKERLY, D. D.; MONOGRAPHS, S. E.; AUGUST, N. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest spatial. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 3, p. 401–422, 2010.
- KRAFT, N. J. B.; CORNWELL, W. K.; WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D. Trait Evolution , Community Assembly , and the Phylogenetic. **The American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271–283, 2007.
- LOSOS, J. B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. **Ecology Letters**, v. 11, n. 10, p. 995–1003, 2008.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. v. 101, n. 921, p. 377–385, 1967.
- MAECHLER, M.; ROUSSEEUW, P.; STRUYF, A.; HUBERT, M.; HORNIK, K. **Cluster Analysis Basics and Extensions**. R package version 2.0.6., , 2017.
- MAGURRAN, A. . **Measuring biological diversity**. [s.l.] John Wiley & Sons, 2013.
- MAZEL, F.; DAVIES, T. J.; GALLIEN, L.; RENAUD, J.; GROUSSIN, M.; MÜNKEMÜLLER, T.; THUILLER, W. Influence of tree shape and evolutionary time-scale on phylogenetic diversity metrics. **Ecography**, v. 39, n. 10, p. 913–920, 2016.
- MILLER, E. T.; FARINE, D. R.; TRISOS, C. H. Phylogenetic community structure metrics and null models: a review with new methods and software. **Ecography**, v. 40, n. 4, p. 461–477, 2017.
- MOUQUET, N. *et al.* Ecophylogenetics: Advances and perspectives. **Biological Reviews**, v. 87, n. 4, p. 769–785, 2012.
- MÜNKEMÜLLER, T.; LAVERGNE, S.; BZEZNIK, B.; DRAY, S.; JOMBART, T.; SCHIFFERS, K.; THUILLER, W. How to measure and test phylogenetic signal. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 4, p. 743–756, 2012.
- NASCIMENTO, E. R. DO; CORREIA, I.; RUIZ-ESPARZA, J. M.; GOUVEIA, S. F. Disentangling phylogenetic from non-phylogenetic functional structure of bird assemblages in

a tropical dry forest. **Oikos**, p. 1–9, 2018.

NOBLE, I. R.; SLATYER, R. O. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. **Vegetatio**, v. 43, n. 1, p. 5–21, 1980.

PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 1, p. 877–884, 1999.

PAGEL, M.; MAY, R. M.; COLLIE, A. C. Aspects of the Geographical Distribution and Diversity of Mammalian Species. **The American Naturalist**, v. 137, n. 6, p. 791–815, 1991.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. **BioScience**, v. 60, n. 8, p. 614–625, 2010.

PEARSE, W. D.; PURVIS, A.; CAVENDER-BARES, J.; HELMUS, M. R. Metrics and models of community phylogenetics. In: GARAMSZEGI, L. Z. (Ed.). **Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology**. Springer B ed. Berlin, Heidelberg: [s.n.]. p. 451–464.

PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: Back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741–758, 2006.

PIGOT, A. L.; ETIENNE, R. S. A new dynamic null model for phylogenetic community structure. **Ecology Letters**, v. 18, n. 2, p. 153–163, 2015.

R CORE TEAM. **A language and environment for statistical computing.**, 2017.

REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 2, p. 217–223, 2012.

REVELL, L. J.; HARMON, L. J.; COLLAR, D. C. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. **Systematic biology**, v. 57, n. 4, p. 591–601, 2008.

RICKLEFS, R. E. Estimating diversification rates from phylogenetic information. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 11, p. 601–610, 2007.

RICOTTA, C. Through the jungle of biological diversity. **Acta Biotheoretica**, v. 53, n. 1, p. 29–38, 2005.

SOBRAL, F. L.; CIANCIARUSO, M. V. Functional and phylogenetic structure of forest and savanna bird assemblages across spatial scales. **Ecography**, v. 39, n. 6, p. 533–541, 2016.

THOMPSON, J. N. Rapid evolution as an ecological process. **Trends in ecology & evolution**, v. 13, n. 8, p. 329–32, 1998.

URBAN, M. C. *et al.* The evolutionary ecology of metacommunities. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 6, p. 311–317, 2008.

VALK, A. G. VAN DER. Succession in Wetlands: A Gleasonian Approach. **Ecology**, v. 62, n. 3, p. 688–696, 1981.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098–2100, 2008.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 475–505,

2002.

WEBB, C. O. C. Exploring the Phylogenetic Structure of Ecological Communities: An Example for Rain Forest Trees. **The American naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145–155, 2000.

WEBER, M. M.; STEVENS, R. D.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; GRELLE, C. E. V. Is there a correlation between abundance and environmental suitability derived from ecological niche modelling? A meta-analysis. **Ecography**, v. 40, n. 7, p. 817–828, 2017.

WEIHER, E.; KEDDY, P. A. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. **Oikos**, v. 74, n. 1, p. 159–164, 1995.

WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 12, p. 639–644, 2004.

8. APÊNDICE

```
#Pacotes utilizados
library(phytools)
library(geiger)
library(cluster)
library(picante)
library(moments)
```

```
####Inicialmente carregar a funções evotrait e amostra ('evotrait' é uma modificação da função
proposta por
####José Hidasi Neto em:http://rfunctions.blogspot.com/2016/08/simulating-phylogenetically-conserved.html)####
```

```
#Função 01- evotrait- simular o modo de evolução de um traço#
```

```
evotrait<-
function(t,nsp=100,ntree=1,phymin=0.9,phymax=1.1,delta=FALSE,deltaval=0.01,noise=FALSE,
meannoise=0,sdnoise="sdtrait",a=0,mu=0,sig2=1,bounds=c(-Inf,Inf),test=FALSE,
nsim=999){
  listtree<-list()
  listtrait<-list()
  ksig<-numeric()
  pvals<-numeric()
  for(i in 1:ntree){
    physig<--Inf
    x<-1
    while(physig<phymin | physig>phymax | max(x)<=0){
      listtree[[i]]<-t
      if(delta==TRUE){deltatree<-rescale(listtree[[i]],"delta")}
      if(delta==TRUE){dtree<-deltatree(deltaval)}
      ifelse(delta==TRUE,x<-fastBM(dtree,a=a,mu=mu,sig2=sig2,bounds=bounds),x<-
fastBM(listtree[[i]],a=a,mu=mu,sig2=sig2))
      if(noise==TRUE){x<-x+rnorm(nsp,mean      =      meannoise,      sd      =
ifelse(sdnoise=="sdtrait",sd(x),sdnoise))}
      phys<-phylosig(listtree[[i]], x, method="K")
      physig<-phys[[1]]
      if(test==TRUE){pval<-phylosig(listtree[[i]], x, method="K",test=test,nsim=nsim)[[2]]}
      ksig[i]<-physig
      if(test==TRUE){pvals[i]<-pval}
      listtrait[[i]]<-x}
  return(list(trees=listtree,traits=listtrait,ksig=ksig, pvals=pvals ))}
```

```
#Função 02 - amostra - amostrar espécies através da sua posição (exclusiva para sim.cluster)#
```

```
amostra<-function(n,q,sp){
  x <- list()
  y <- integer()
```

```

threshold <- n
condition <- TRUE
while (length(x) < threshold){
  while (condition){
    s <- sample(c(1:sp), 1)
    se <- s:(s + q)
    condition <- any(se %in% y)
  }
  x[[length(x) + 1]] <- se
  y <- unlist(x)
  condition <- TRUE
}
return(x)
}

```

#Simular processos estocásticos- Função sim.est#

```

#nsp= número de especies do pool
#phy= sinal de k mínimo
#PHY= sinal de K máximo
#sc= valor de escala para distribuição de weibull
#sh= valor de forma para distribuição de weibull
#delta= transformação delta de Pagel
#noise= aumento do desvio padrão dos valores de traço para gerar evolução mais lábil

```

```

sim.est<-function(nsp,phy,PHY,s,sh,sc,noise=F, delta=T)

```

```

{
  #Simulando a evolução do traço
  tree<-rcoal(nsp)
  res<-evotrait(t=tree,nsp=nsp,ntree=1,phymin=phy,phymax=PHY,delta=T,deltaval=0.01,
    noise=F,meannoise=0,sdnoise="sdtrait",a=0,mu=200,sig2=s,
    bounds=c(-Inf,Inf),test=FALSE, nsim=999)
  print(res[[3]])
  x<-res[[2]]

```

```

#Distribuição de Weibull

```

```

z<-dweibull(rlnorm(nsp), shape=sh, scale = sc, log = FALSE) #atribuir estes valores as spp's
z<-as.numeric(z)
names(z)<-tree$tip.label
p.x<-0.1+(1-exp(z)^0.85)
p.x<-z/max(z)

```

```

#Criando matriz de presença-ausência

```

```

mat<-cbind(round(z,4),round(p.x,4))
row.names(mat)<-tree$tip.label
samp<-list()
for(q in 1:100){ samp[[q]]<-sample(mat[,1],100,replace = F,prob = mat[,2])}
mpa<-matrix(0,100,nsp)
colnames(mpa)<-tree$tip.label
m1<-tree$tip.label

```

```

for(t in 1:100)
{
  m2<-names(samp[[t]])
  pos<-vector()
  for(i in 1:100){pos[i]<-which(m2[i]==m1)}
  for(y in 1:100){mpa[t,][pos[y]]<-1}
}
rowSums(mpa)

#Matriz de distância funcional
dist<-daisy(data.frame(x))
dist<-as.matrix(dist)

#Cálculo da estrutura funcional
NRI<-ses.mntd(mpa,dist, null.model="independentswap", runs = 999,
  iterations = 1000)

return(NRI)
}

#Simular processos de filtragem ambiental- Função sim.cluster#

sim.cluster<-function(nsp,phy,PHY,s=4000,noise=F, delta=T)
{
  #Simulando a evolução do traço
  tree<-rcoal(nsp)
  res<-evotrait(t=tree,nsp=nsp,ntree=1,phymin=phy,phymax=PHY,delta=F,deltaval=0.01,
    noise=F,meannoise=0,sdnoise="sdtrait",a=0,mu=200,sig2=s,
    bounds=c(-Inf,Inf),test=FALSE, nsim=999)
  print(res[[3]])
  trait<-res[[2]][[1]]
  zz<-list()

  #Primeira amostragem
  for(i in 1:100){zz[i]<-amostra(1,149,nsp-150)}

  #Segunda amostragem
  a<-list()
  for(q in 1:100){a[[q]]<-sample(zz[[q]],100,replace = F)}
  b<-list()
  for(f in 1:100){b[[f]]<-trait[a[[f]]]}

  #Criando matriz de presença-ausência
  mpa<-matrix(0,100,nsp)
  colnames(mpa)<-tree$tip.label
  m1 <-tree$tip.label
  for(t in 1:100)
  {
    m3<-names(b[[t]])

```

```

p<-vector()
for(i in 1:100){p[i]<-which(m3[i]==m1)}
for(y in 1:100){mpa[t,][p[y]]<-1}
}
rowSums(mpa)
mpa<-as.data.frame(mpa)

#Matriz de distância funcional
dist<-daisy(data.frame(trait))
dist<-as.matrix(dist)

#Cálculo da estrutura funcional
NRI<-ses.mpd(mpa,dist, null.model="independentswap", runs = 999,
             iterations = 1000)

return(NRI)
}

#Simular processos de filtragem ambiental- Função sim.cluster#

rangetrait_ov.disp<-function(nsp,phy,PHY,s=4000,noi=F, del=T){

#Simulando a evolução do traço
tree<-rcoal(nsp)

res<-evotrait(t=tree,nsp=nsp,ntree=1,phymin=phy,phymax=PHY,delta=del,deltaval=0.01,
             noise=noi,meannoise=0,sdnoise="sdtrait",a=0,mu=200,sig2=s,
             bounds=c(-Inf,Inf),test=FALSE, nsim=999)
list.disp <- list()
for(j in 1:100){
  trait<-res[[2]][[1]]
  trait2<-sort(trait)

#vetor de posições
disp <- as.numeric()

#posição inicial
disp[1] <- sample(1:10,1)
for(i in 2:100){#loop posições

  if(runif(1,0,1)>0.5){e <- 2} else e <- 1#determinado efeito de posição (desvio na seleção)
  if(runif(1,0,1)>0.5){e <- e*-1}#determinando o sinal do efeito de posição
  disp[i] <- (disp[i-1] + 10) + e#gerando a próxima posição
  list.disp[[j]] <- trait2[disp]
}

#Criando matriz de presença-ausência
mpa<-matrix(0,100,nsp)
colnames(mpa)<-tree$tip.label

```

```

m1<-tree$tip.label
for(t in 1:100)
{
  m3<-names(list.disp[[t]])
  p<-vector()
  for(g in 1:100){p[g]<-which(m3[g]==m1)}
  for(y in 1:100){mpa[t,][p[y]]<-1}
}
rowSums(mpa)
mpa<-as.data.frame(mpa)

#Matriz de distância funcional
dist<-daisy(data.frame(trait))
dist<-as.matrix(dist)

#Cálculo da estrutura funcional
NRI<-ses.mpd(mpa,dist, null.model="independentswap", runs = 999,
             iterations = 1000)
return(NRI)
}

#end

```